

Chauvelin Douh^{1, 2, 3}
Anaïs-Pasiphaé GOREL^{1, 2}
Kasso DAÏNOU^{4, 5}
Davy FONTEYN²
Esther BUSTILLO²
Louise OBSOMER²
Axel BOURDOUXHE²
Julie MORIN-RIVAT^{1, 6}
Éric FORNI^{7, 8}
Sylvie GOURLET-FLEURY^{7, 8}
Jean Joël LOUMETO³
Jean-Louis DOUCET^{1, 2}

¹ TERRA Teaching and Research Center
 Forest is life
 Gembloux Agro-Bio Tech
 Liège Université
 Passage des Déportés, 2-5030 Gembloux
 Belgium

² Université de Liège
 Gembloux Agro-Bio Tech
 Département BIOSE
 Passage des Déportés 2
 5030 Gembloux
 Belgique

³ Université Marien Ngouabi
 Faculté des sciences et techniques
 École Nationale Supérieure d'Agronomie
 et de Foresterie
 Département des science et technique
 forestières
 BP 69, Brazzaville
 République du Congo

⁴ Nature+ asbl / TERRA
 Université de Liège
 Central African Forests
 Gembloux Agro-Bio Tech
 Passage des Déportés 2
 5030 Gembloux
 Belgique

⁵ Université Nationale d'Agriculture
 BP 43, Kétou
 Bénin

⁶ Musée royal de l'Afrique centrale
 Département de biologie,
 chimie et géographie
 Université du Québec à Rimouski
 300 allée des Ursulines
 Rimouski QC, G5L 3A1
 Canada

⁷ Cirad
 Forêts et Sociétés
 34398 Montpellier
 France

⁸ Forêts et Sociétés
 Univ Montpellier
 Cirad
 Montpellier
 France

Auteur correspondant /
Corresponding author:
 Chauvelin Douh – cdouh@doct.ulg.ac.be ;
cdouh@yahoo.be

Banque de graines du sol et déterminants de la germination du tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan



Photo 1.
 Feuilles et folioles de l'espèce *Erythrophleum suaveolens* (tali) en cours de développement.
 Photo J.-L. Doucet.

Doi : 10.19182/bft2018.338.a31681 – Droit d'auteur © 2018, Bois et Forêts des Tropiques © Cirad – Date de soumission : 25 février 2018 ;
 date d'acceptation : 25 juin 2018 ; date de publication : 1^{er} décembre 2018.



Licence Creative Commons :
 Attribution - Pas de Modification 4.0 International.
 Attribution-NoDerivatives 4.0 International (CC BY-ND 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Douh C., Gorel A.-P., Daïnou K., Fonteyn D., Bustillo E., Obsomer L., Bourdouxhe A., Morin-Rivat J., Forni E., Gourlet-Fleury S., Loumeto J. J., Doucet J.-L., 2018. Banque de graines du sol et déterminants de la germination du tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan. Bois et Forêts des Tropiques, n° 338 : 43-55. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2018.338.a31681>

RÉSUMÉ

Banque de graines du sol et déterminants de la germination du tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan

Cette étude évalue l'abondance des graines d'*Erythrophleum suaveolens* dans la banque du sol des forêts denses humides d'Afrique centrale. Les travaux ont été menés au Nord-Congo dans deux types forestiers : la forêt à *Celtis* sur des sols argilo-sableux à sablo-argileux et la forêt à *Manilkara* sur des sols sableux. Les tiges d'*E. suaveolens* (dhp ≥ 10 cm) ont été inventoriées dans deux parcelles de 400 ha, et les structures diamétriques de leurs populations ont été comparées. En outre, 80 fosses (2 x 40 fosses par type de forêt) ont été creusées aux pieds de 20 arbres (10 par forêt), sur trois couches contiguës de 10 cm chacune, soit à une profondeur totale de 30 cm, et l'abondance des graines dans la banque du sol a été évaluée. La dormance des graines récoltées a été testée par des essais de germination après traitement au H_2SO_4 et cinq graines prélevées jusqu'à une profondeur de 20 cm dans la forêt à *Celtis* ont été utilisées pour estimer leur âge par Spectroscopie de Masse par Accélérateur (SMA). La comparaison des structures diamétriques indique une plus grande proportion de tiges de faible diamètre dans la forêt à *Celtis*. Alors que les densités de tiges (dhp ≥ 10 cm) sont proches, avec 0,85 et 1,05 tige/ha respectivement, dans la forêt à *Celtis* et la forêt à *Manilkara*, les densités de graines sont significativement plus élevées dans la forêt à *Celtis* (8,55 graines/m²) que dans la forêt à *Manilkara* (0,15 graine/m²). Le pourcentage maximum de germination obtenu était de 19,1 % pour des graines n'ayant subi aucun traitement. Les lots traités à l'acide ont présenté de moindres taux de germination. Ces graines pourraient se conserver une dizaine d'années dans la banque du sol. Les facteurs pouvant influencer les variations de densité des graines sont discutés et des recommandations sylvicoles sont formulées.

Mots-clés : *Erythrophleum suaveolens*, type de forêt, densité, banque de graines du sol, germination, forêt dense humide, Afrique centrale.

ABSTRACT

Soil seed bank and determinants of Tali seeding, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan

This study assesses the abundance of *Erythrophleum suaveolens* seeds in the soil bank of central African moist forests. The work was carried out in two types of forests in northern Congo: the *Celtis* forest, growing on clay-sandy to sandy-clay soils and the *Manilkara* forest, growing on sandy soils. *E. suaveolens* stems (dbh ≥ 10 cm) were counted in two 400 ha plots, and the diametric structures of the stands were compared. To assess seed abundance in the soil bank, 80 pits (2 x 40 pits per forest type) were then dug at the foot of 20 trees (10 per forest), removing three contiguous layers of 10 cm each, i.e. to a total depth of 30 cm. Dormancy of the seeds collected was tested by germination trials after treatment with H_2SO_4 . Five seeds taken in the *Celtis* forest down to a depth of 20 cm were used to estimate their age by Accelerator Mass Spectroscopy (AMS). The comparison of diametric structures indicates a higher proportion of small diameter stems in the *Celtis* forest. While stem densities (dbh ≥ 10 cm) were similar in the *Celtis* and *Manilkara* forests at 0.85 and 1.05 stems/ha respectively, seed densities were significantly higher in the *Celtis* forest (8.55 seeds/m²) than in the *Manilkara* forest (0.15 seed/m²). The maximum percentage of germination obtained was 19.1% for seeds having undergone no treatment. Germination rates in the acid-treated batches were lower. These seeds could remain intact in the soil bank for ten years. The factors that could influence seed density variations are discussed and silvicultural recommendations are formulated.

Keywords: *Erythrophleum suaveolens*, germination, forest type, density, soil seed bank, moist forest, central Africa.

RESUMEN

Banco de semillas del suelo y determinantes de la germinación del tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan

Este estudio evalúa la abundancia de las semillas de *Erythrophleum suaveolens* en el banco de semillas del suelo de los bosques densos húmedos de África central. El trabajo se llevó a cabo en el Congo norte en dos tipos forestales: el bosque de *Celtis* en suelos de arcilloarenosos a arenarcillosos y el bosque de *Manilkara* en suelos arenosos. Los tallos de *E. suaveolens* (dhp ≥ 10 cm) fueron inventariados en dos parcelas de 400 ha, y se compararon las estructuras diamétricas de sus poblaciones. Además, se cavaron 80 hoyos (2 x 40 hoyos por tipo de bosque) a los pies de 20 árboles (10 por bosque), en tres capas contiguas de 10 cm cada una, es decir, a una profundidad total de 30 cm, y se evaluó la abundancia de semillas en el banco de semillas del suelo. Se probó la dormancia de las semillas recogidas mediante ensayos de germinación después de tratarlas con H_2SO_4 , y se extrajeron cinco semillas hasta una profundidad de 20 cm en el bosque de *Celtis* para estimar su edad por espectroscopia de masas con acelerador (AMS). La comparación de las estructuras diamétricas indica una mayor proporción de tallos de diámetro pequeño en el bosque de *Celtis*. Mientras que las densidades de tallos (dhp ≥ 10 cm) son cercanas, con 0,85 y 1,05 tallos/ha, respectivamente en el bosque de *Celtis* y el bosque de *Manilkara*, las densidades de semillas son significativamente más elevadas en el bosque de *Celtis* (8,55 semillas/m²) que en el bosque de *Manilkara* (0,15 semillas/m²). El porcentaje máximo de germinación obtenido fue del 19,1 % para semillas que no han sido sometidas a ningún tratamiento. Los lotes tratados con ácido presentaron tasas de germinación menores. Estas semillas parecen poder conservarse un decenio en el banco del suelo. Se tratan los factores que pueden influir en las variaciones de densidad de las semillas y se formulan recomendaciones silvícolas.

Palabras clave: *Erythrophleum suaveolens*, tipo de bosque, densidad, banco de semillas del suelo, germinación, bosque denso húmedo, África central.

Introduction

Les forêts de production d'Afrique centrale font l'objet d'un effort d'aménagement croissant, que l'on estime aujourd'hui à 40 % de la superficie totale des concessions forestières (Bayol *et al.*, 2014). Au cœur du processus figure le plan d'aménagement qui repose notamment sur le calcul des taux de reconstitution des populations d'essences commerciales (Durrieu de Madron et Forni, 1997). Selon les normes des pays concernés, les taux de reconstitution à l'issue d'une rotation doivent atteindre une valeur minimale ; à défaut, le diamètre minimum d'exploitation doit être ajusté. Ces taux de reconstitution dépendent de la croissance, de la mortalité et du recrutement des populations (Picard et Gourlet-Fleury, 2008). Le faible taux de recrutement actuel des espèces héliophiles est une contrainte majeure dans le processus d'aménagement et la gestion sur le long terme de leurs populations semble compromise en l'absence d'interventions sylvicoles mûrement réfléchies (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006). La régénération des espèces héliophiles ne peut se faire que dans les milieux ouverts naturellement (chablis) ou artificiellement (champs, trouées d'abattage, routes abandonnées). Trois grands ensembles participent à la cicatrization de tels milieux : le potentiel végétatif, le potentiel séminal advectif et le potentiel séminal édaphique (Lescure *et al.*, 1989). Le potentiel végétatif représente l'ensemble des individus ayant survécu à la perturbation. Le potentiel séminal advectif correspond aux apports postérieurs à l'ouverture du couvert forestier.

Enfin, le potentiel séminal édaphique, ou banque de graines du sol, est défini comme un ensemble de graines viables non germées enfouies dans le sol. La banque de graines du sol est donc une composante importante de la dynamique des populations (Warr *et al.*, 1993), mais demeure très peu étudiée en Afrique centrale (Douh *et al.*, 2014).

Les rares études effectuées en la matière démontrent pourtant une forte densité de graines viables dans le sol, au moins jusqu'à 20 cm de profondeur, les horizons plus profonds n'ayant pas encore été étudiés (Douh *et al.*, 2018).

Les graines se répartissent en deux groupes. Le premier est constitué des graines récalcitrantes qui perdent rapidement leur viabilité lorsqu'elles sont stockées, en raison d'une teneur en eau élevée. Le second comprend les graines orthodoxes, qui peuvent intégrer la banque de graines du sol et y survivre plusieurs années (Swaine et Whitmore, 1998 ; Baskin et Baskin, 2003). Ces dernières graines sont généralement en dormance, laquelle peut être définie comme le processus physiologique ou mécanique empêchant leur germination

immédiate (Baskin et Baskin, 2003). Ce mécanisme concerne un nombre réduit d'espèces productrices de bois d'œuvre en Afrique centrale. L'espèce *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan (Daïnou *et al.*, 2011) en fait partie.

Erythrophleum suaveolens est une espèce commerciale des forêts denses humides d'Afrique tropicale. Cet arbre de la famille des Leguminosae-Detarioideae, connu sous le nom commercial de « tali » (nomenclature ATIBT), est exploité pour la qualité de son bois très prisé, notamment en menuiserie et pour les travaux lourds (traverses de chemin de fer, ouvrages de ports, quais et ponts) (Okeyo, 2006). Selon l'Organisation internationale des bois tropicaux (OIBT), *E. suaveolens* fait partie des essences les plus exploitées du Bassin du Congo. Le Cameroun et le Congo en sont les principaux exportateurs (OIBT, 2012 ; de Wasseige *et al.*, 2014). L'espèce présente une large distribution en Afrique (Aubréville, 1970 ; Hawthorne, 1995 ; Duminil *et al.*, 2010 ; Gorel *et al.*, 2015).

La dispersion primaire des graines est ballochore (Hawthorne, 1995 ; Doucet, 2003), et une dispersion secondaire, assurée par les rongeurs, serait possible (Guion, 2011). Plus rarement, elle serait exercée par certains primates qui seraient attirés par le mucilage entourant les graines (Koné et Lambert, 2008 ; Petre *et al.*, 2013). Les graines sont orthodoxes et la dormance des graines collectées sous les semenciers peut être levée par un traitement à l'acide sulfurique à 95 % pendant 40 minutes (Delhaye, 2006).



Photo 2.
Plantule de l'espèce *Erythrophleum suaveolens* (tali).
Photo C. Douh.

Dotée d'un tempérament héliophile (Hawthorne, 1995), *Erythrophleum suaveolens* souffre généralement d'un déficit de régénération, lequel se traduit, en forêt mature, par une distribution gaussienne des effectifs par classe diamétrique (Poorter *et al.*, 1996 ; Durrieu de Madron et Forni, 1997).

L'abondance actuelle de l'espèce dans les forêts d'Afrique centrale serait liée à une forte régénération dans des champs installés vers la fin du XIX^e siècle par les agriculteurs itinérants (Morin-Rivat *et al.*, 2017).

Dans un tel contexte, l'exploitation forestière pourrait soit accélérer la régression de l'espèce en prélevant les semenciers, soit offrir des conditions propices à la germination des graines présentes dans le sol. Pour trancher la question et garantir une gestion des populations de cette espèce sur le long terme, il convient de quantifier l'abondance des graines stockées dans le sol sous différents types forestiers et de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la levée de la dormance.

Nos hypothèses sont les suivantes : les densités d'adultes étant similaires, les densités de graines d'*Erythrophleum suaveolens* présentes dans la banque du sol devraient l'être aussi, et ne sont pas influencées par le type de forêt ; les densités de graines d'*E. suaveolens* varient en fonction de la profondeur dans le sol, et peuvent être présentes à plus de 20 cm ; les graines d'*E. suaveolens* enfouies dans la banque du sol peuvent en conséquence se conserver durant plusieurs années.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

L'étude a été menée dans deux types de forêts d'Afrique centrale, au sein des dispositifs du projet DynAf-For (Dynamique des forêts d'Afrique centrale¹), au Nord de la République du Congo.

Le premier site, dans la concession forestière attribuée à CIB/OLAM, proche de la localité de Loundoungou, se trouve dans une forêt à *Celtis*, tandis que le second site, au sein de la concession forestière de Mokabi-Dzanga, est localisé dans une forêt à *Manilkara*. Les deux types de forêts

¹ <http://www.dynaffor.org>

diffèrent par leur composition floristique et leur substrat pédologique : la forêt à *Celtis* est semi-décidue, reposant sur des sols argilo-sableux à sablo-argileux typiques des alluvions, tandis que la forêt à *Manilkara* est une forêt comprenant davantage d'espèces sempervirentes, reposant sur des sols sableux à argilo-sableux typiques des grès de Carnot (Gond *et al.*, 2013 ; Fayolle *et al.*, 2014 ; Freycon, 2014) (tableau I). En termes de fertilité chimique, les sols de la forêt à *Manilkara* sont supposés plus pauvres que ceux de la forêt à *Celtis*. La forêt à *Celtis* a été régulièrement perturbée par le passé (Oslisly *et al.*, 2013 ; Morin-Rivat *et al.*, 2014) par des activités humaines traditionnelles et peut être qualifiée de vieille forêt secondaire (White, 1983). La forêt à *Manilkara*, est plus ancienne et moins perturbée que la forêt à *Celtis* (Oslisly *et al.*, 2013 ; Morin-Rivat *et al.*, 2014).

Structures des populations d'*Erythrophleum suaveolens*

Tous les semenciers d'*E. suaveolens* de diamètre à hauteur de poitrine (dhp) ≥ 10 cm ont été inventoriés et cartographiés dans deux parcelles de 400 ha. Cet inventaire a permis de caractériser les structures des populations de l'espèce (distribution des effectifs par classe de diamètre).

Dispositif expérimental et tests de germination

En 2014, dans chaque parcelle de 400 ha, un semencier d'*E. suaveolens* a été choisi aléatoirement par classe de diamètre, dans une gamme de dhp variant de 30 à 120 cm (répartis en dix classes de diamètre), procurant un total de 10 semenciers par site. Le diamètre de 30 cm correspond au diamètre minimal de reproduction de l'espèce (Doucet, 2003 ; Kouadio, 2009). Quatre fosses de surface unitaire de 1 m x 1 m ont été creusées à une distance de 5 m de la base de chaque semencier dans les quatre directions cardinales (annexe 1). Au total, 80 fosses ont donc été creusées pour l'ensemble des deux sites. Le sol a été prélevé minutieusement sur trois couches contiguës de 10 cm chacune (continuellement vérifiées à l'aide d'un étalon de 10 cm de long) à l'aide d'une bêche et d'une truelle, sur une profondeur totale de 0 à 30 cm (annexe 1). L'échantillon de sol prélevé par couche a été tamisé (mailles de 2 mm de largeur) et les graines d'*E. suaveolens* trouvées ont été collectées.

Tableau I.

Description synthétique des deux types de forêts (forêt à *Celtis* et forêt à *Manilkara*) (Verelst, 2009 ; Fayolle *et al.*, 2012 ; Freycon, 2014), en tenant compte des précipitations relevées entre 2000 et 2008 à Ouesso, Impfondo et Mbaïki.

	Forêt à <i>Celtis</i> (F-Celt)	Forêt à <i>Manilkara</i> (F-Mani)
Coordonnées géographiques	02°18' - 02°22' N 17°31' - 17°34' E	03°01' - 03°37' N 16°30' - 17°22' E
Altitude (m)	410 - 460	510 - 570
Pluviométrie annuelle (mm/an)	1 729	1 670
Type de sol	Acrisol-Arenosol-Gleysol	Acrisol-Arenosol
Géomorphologie	Piedmont au bord de la cuvette congolaise	Plateau à grès de Carnot
Type de forêt	Semi-sempervirent	Semi-sempervirent et sempervirent

Afin d'estimer l'âge des graines dans la banque du sol, cinq graines ont été prélevées dans deux couches différentes au sein de la forêt à *Celtis* : quatre graines dans la couche 0-10 cm, et une graine dans la couche 10-20 cm. La forêt à *Celtis* et les couches susmentionnées ont été retenues pour la datation car étant les plus représentatives de la majorité des graines récoltées, contrairement à la forêt à *Manilkara* où la banque de graines du sol d'*E. suaveolens* s'est avérée quasi inexistante (voir le chapitre des résultats).

La datation des cinq graines a été effectuée par la méthode radiocarbone utilisant la Spectroscopie de Masse par Accélérateur (SMA) au London BioScience Innovation Centre (Beta Analytics). La méthode de datation via la SMA permet d'obtenir des comptages isotopiques très précis sur des échantillons individuels en n'utilisant que de très petites quantités de carbone (< 100 µg) (Donahue, 1995 ; Moriuchi *et al.*, 2000), ce qui était adapté pour la datation des graines.

La calibration des datations obtenues a été effectuée en utilisant le programme OxCal (Bronk Ramsey, 1995 ; Hua *et al.*, 2013 ; Reimer *et al.*, 2013). Les graines restantes ont été conservées pendant 17 mois dans des enveloppes avant les tests de germination. Compte tenu du nombre très faible de graines récoltées dans la forêt à *Manilkara* et à plus de 10 cm de profondeur dans la forêt à *Celtis* (voir résultats), les tests de germination n'ont été effectués qu'à l'aide des semences collectées dans la couche 0-10 cm de la forêt à *Celtis*.

Le lot de graines utilisé provient de cinq individus d'*E. suaveolens* de diamètres compris entre 30 et 70 cm (tableau II). Pour chaque individu, le lot de graines a été divisé en trois traitements pour tester les modalités suivantes de levée de dormance, à raison de 46 à 47 graines par traitement :

- Trait.0 = aucun traitement ;
- Trait.1 = graines trempées dans une solution d'acide sulfurique (H_2SO_4) diluée à 95 % pendant 20 minutes ;
- Trait.2 : graines trempées dans une solution d'acide sulfurique (H_2SO_4) diluée à 95 % pendant 60 minutes.

Tableau II.

Nombre de graines pour chaque individu et modalités de levée de dormance.
Trait.0 : aucun traitement ; Trait.1 : H_2SO_4 à 95 % pendant 20 minutes ; Trait.2 : H_2SO_4 à 95 % pendant 60 minutes.

Arbres	Nombre de graines			Total
	Trait.0	Trait.1	Trait.2	
Tali n° 1	10	9	9	28
Tali n° 2	10	10	10	30
Tali n° 3	10	10	10	30
Tali n° 4	9	9	9	27
Tali n° 5	8	8	8	24
Total	47	46	46	139

Le choix de ces différentes modalités repose sur des études précédentes (Delhaye, 2006 ; Kouadio, 2009). Après chaque immersion dans l'acide sulfurique, les graines ont été rincées dans de l'eau distillée pendant une heure, en changeant l'eau de rinçage toutes les 20 minutes (Footitt et Cohn, 1995 ; Delhaye, 2006 ; Kouadio, 2009).

Les tests de germination ont été menés en serre à Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège, Belgique), à une température moyenne de 25 °C et une humidité moyenne de 60 %.

Les graines ont été immédiatement semées après les traitements, mises en terre et recouvertes d'une pellicule de terreau de 3 mm d'épaisseur le 13 novembre 2016, dans des pots individuels de 0,5 l remplis de deux tiers de terreau et d'un mélange d'un tiers de sol rouge ferralitique récolté sur le terrain. Cette terre ferralitique a été incorporée au substrat pour assurer l'effet du cortège bactérien naturel du sol sur la germination des graines de cette espèce (Diabate *et al.*, 2005). Les graines semées ont été arrosées par un système automatique et la germination a été suivie quotidiennement. L'expérience a pris fin le 2 mars 2017, soit après 16 semaines de suivi. À la fin de l'expérimentation, le nombre de graines ayant effectivement germé, le nombre de graines non germées d'apparence saine et le nombre de graines altérées (infestées, pourries) ont été estimés pour chaque traitement (Danthu, 1993 ; Elazazi, 2016). Le pourcentage de germination a ensuite été calculé (Maguire, 1962). Les graines d'apparence saine ont ensuite été soumises à un « test de coupe de graines » (Ensconet, 2009).

Analyse des données

Les différences de densités de graines entre les deux types de forêts ont été évaluées à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Un modèle linéaire généralisé (GLM) binomial à un facteur fixe a été utilisé pour tester l'effet des trois modalités de traitement (McCullagh et Nelder, 1989 ; Hardin et Hilbe, 2007).

Résultats

Structures des populations et densités de la banque de graines du sol d'*E. suaveolens*

Les densités observées sont de 0,85 tige/ha (dhp ≥ 10 cm) dans la forêt à *Celtis* et de 1,08 tige/ha dans la forêt à *Manilkara*. Le nombre d'arbres potentiellement fertiles (dhp ≥ 30 cm) est respectivement de 0,62 et de 0,87 arbre/ha.

La comparaison des structures de population indique une plus forte proportion de jeunes tiges dans la forêt à *Celtis* (figure 1). Le nombre total de graines collectées dans le sol est de 342 graines pour la forêt à *Celtis* et de six graines pour la forêt à *Manilkara*, avec des densités moyennes respectives de 8,55 et 0,15 graine/m² (tableau III). La différence de densité de la banque de graines du sol entre les deux types de forêts est significative (test de Kruskal-Wallis ; $H = 7,5$; $p < 0,001$). La densité de graines de l'espèce est surtout concentrée dans la première couche sondée, et aucune graine n'a été observée dans la troisième couche.

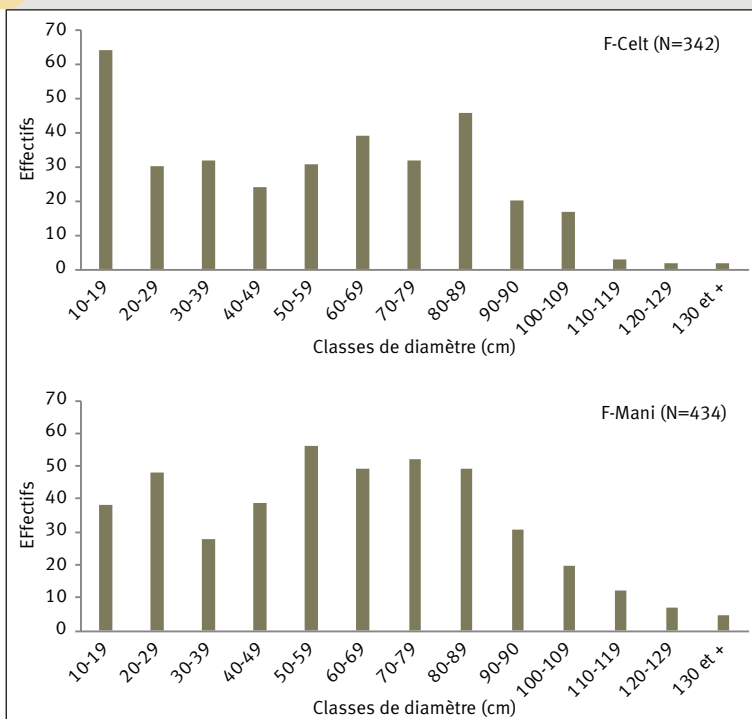


Figure 1.
Structures des populations d'*Erythrophleum suaveolens* au sein des deux types de forêts, forêt à *Celtis* (F-Celt) et forêt à *Manilkara* (F-Mani).

Influence des traitements sur le taux de germination

Au terme de l'expérience, tous traitements confondus, le pourcentage de germination observé a été faible, puisqu'il n'a atteint que 12,9 % des graines semées. Les graines restantes étaient à 46,8 % des graines non germées d'apparence saine, et à 40,3 % altérées par la pourriture. Plus précisément, les taux de germination étaient respectivement de 19,1 %, 4,3 % et 15,2 % pour des traitements d'intensité croissante (Trait.0, Trait.1 et Trait.2) (figure 2). D'après le GLM, la probabilité de germination des graines est significativement plus faible pour le traitement 1 (tableau IV). La probabilité que les graines demeurent d'apparence saine est significativement plus faible pour le traitement 2. Enfin, c'est également ce dernier traitement qui donne la probabilité d'altération des graines la plus élevée (56 %).

Datation radiocarbone par Spectrométrie de Masse par Accélérateur (SMA)

Considérant l'année de collecte des graines (2014), les datations indiquent un âge compris entre cinq et neuf ans (annexe 2). En effet, les graines auraient été dispersées avec une forte probabilité au cours des périodes suivantes : 2005-2009 (91,5 %), 2006-2009 (88,5 %), 2007-2009 (68,2 %), 2007-2009 (80,5 %) et 2007-2009 (85,3 %), respectivement pour les graines F-Celt 01, F-Celt 02, F-Celt 03, F-Celt 04 et F-Celt 05.

Tableau III.

Nombre de graines collectées dans les deux types de forêts (forêt à *Celtis* et forêt à *Manilkara*) par classe de diamètre et par couche de sol. Les lots de graines utilisés pour les tests de germination proviennent des lots indiqués d'un astérisque.

Couches de sol (cm)	Ø 30-40 (cm) Tali n° 1	Ø 40-50 (cm) Tali n° 2	Ø 50-60 (cm) Tali n° 3	Ø 60-70 (cm) Tali n° 4	Ø 70-80 (cm) Tali n° 5	Ø 80-90 (cm) Tali n° 6	Ø 90-100 (cm) Tali n° 7	Ø 100-110 (cm) Tali n° 8	Ø 110-120 (cm) Tali n° 9	Ø 120-130 (cm) Tali n° 10	Total de graines
Forêt à <i>Celtis</i> (vieille forêt secondaire)											
0-10	30*	115*	84*	31*	26*	14	19	3	8	6	336
10-20	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	6
20-30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	30	118	84	34	26	14	19	3	8	6	342
Forêt à <i>Manilkara</i> (forêt ancienne)											
0-10	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	3
10-20	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3
20-30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	0	2	0	0	0	0	1	0	3	0	6

Discussion

Variation de la banque de graines du sol d'*E. suaveolens* en fonction des types de forêts

La densité de graines d'*E. suaveolens* est significativement plus faible dans la forêt à *Manilkara* que dans la forêt à *Celtis*. Une telle différence pourrait résulter de plusieurs facteurs mutuellement non exclusifs : le degré de maturation de la forêt, le climat, l'abondance des semenciers, les communautés de prédateurs et pathogènes de graines.

Toutes espèces confondues, les densités de graines dans les sols forestiers tropicaux varient de 25 à 3 350 graines/m² (Garwood, 1989). La densité de la banque de graines du sol en forêts matures est inférieure à celle des forêts secondaires (Hall et Swaine, 1980 ; Uhl *et al.*, 1981). Cette variabilité est en partie liée à la composition spécifique des types forestiers au cours de la succession végétale. En effet, les espèces pionnières et/ou héliophiles des forêts perturbées produisent un stock plus important de graines et, par conséquent, présenteraient davantage de graines dormantes dans la banque du sol (Hopkins et Graham, 1983 ; Uhl et Clark, 1983 ; Saulei, 1984 ; Lawton et Putz, 1988) (tableau III). Warr *et al.* (1993) confirment que les densités de graines diminuent progressivement au gré de la succession végétale. Nos deux types forestiers répondent à la même logique.

Douh *et al.* (2018) ont mis en évidence des banques de graines, toutes espèces confondues, plus abondantes dans la forêt à *Celtis* que dans la forêt à *Manilkara*.

La forêt à *Manilkara* serait plus âgée que la forêt à *Celtis* (Fayolle *et al.*, 2014 ; Douh *et al.*, 2018). En effet, Morin-Rivat *et al.* (2016) ont observé dans les sols de la forêt à *Manilkara* une moindre abondance de charbon de bois et de tessons de poterie, lesquels sont des indicateurs d'activités anthropiques anciennes.

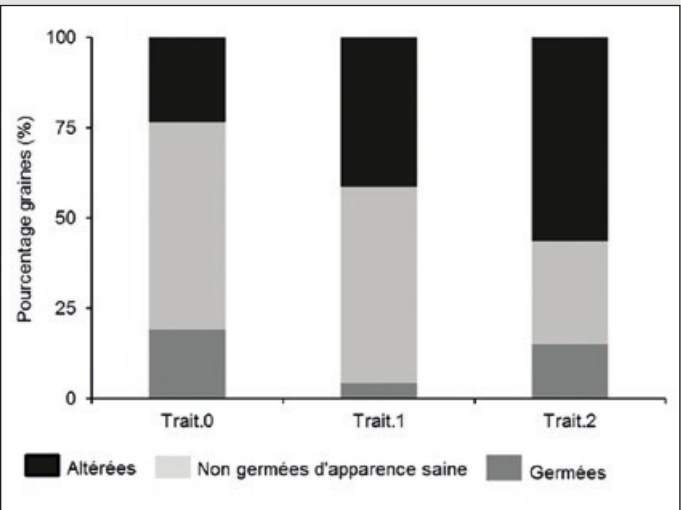


Figure 2.

Pourcentage des graines germées (gris), des graines non germées d'apparence saine (gris clair) et des graines altérées (noir) en fonction des différents traitements. Trait.0 = aucun traitement, Trait.1 = H₂SO₄ à 95 % pendant 20 minutes et Trait.2 = H₂SO₄ à 95 % pendant 60 minutes.

Toutefois, le nombre quasi nul de graines dans la banque du sol de la forêt à *Manilkara* n'est pas lié à une moindre abondance d'arbres adultes. En effet, les densités de pieds potentiellement fertiles (dhp ≥ 30 cm) sont plus élevées dans cette forêt que dans la forêt à *Celtis*.

Cependant, certaines espèces pionnières et/ou héliophiles ne fructifient plus quand le stade forestier est trop évolué, notamment lorsqu'elles se retrouvent en dessous de la canopée (Mbarga *et al.*, 1999). Cela pourrait être le cas d'*E. suaveolens*, car l'espèce atteint tout au plus 40 m de haut et est donc susceptible d'être surcimée par d'autres espèces dans les forêts très âgées. Ouédraogo *et al.* (2016)

Tableau IV.

Prédictions et paramètres des modèles linéaires généralisés utilisés, les variables expliquées (probabilités des graines germées, non germées d'apparence saine et altérées) suivant une loi binomiale. ES = erreur standard.

	Paramètres modèle linéaire	Traitement 0 (intercept)	Traitement 1	Traitement 2	Modèle	AIC Modèle NULL
Germées	Probabilité prédite et ES	19 ± 6 %	4 ± 3 %	15 ± 5 %	101,59	107.15
	Estimation	- 1,44	- 1,65	- 0,28		
	Erreur standard	0,37	0,81	0,55		
	Z-value	- 3,88	- 2,03	- 0,50		
	P-value	< 0,001	0,04	0,61		
Non germées d'apparence saine	Probabilité prédite et ES	57 ± 7 %	54 ± 7 %	28 ± 6 %	182.31	192.31
	Estimation	0,30	- 0,12	- 1,23		
	Erreur standard	0,29	0,41	0,44		
	Z-value	1,02	- 0,30	- 2,80		
	P-value	0,30	0,76	0,005		
Altérées	Probabilité prédite et ES	23 ± 6 %	41 ± 7 %	56 ± 7 %	176.50	187.42
	Estimation	- 1,18	0,83	1,44		
	Erreur standard	0,34	0,46	0,45		
	Z-value	- 3,44	1,82	3,18		
	P-value	< 0,001	0,07	< 0,005		

confirment que les diamètres de floraison et de fructification d'*E. suaveolens* sont influencés par le type de forêt et que la probabilité de fructification de l'espèce dépend de l'exposition de sa couronne à la lumière. Par ailleurs, selon les mêmes auteurs, la proportion d'*E. suaveolens* émergents varie fortement entre les sites.

Les facteurs climatiques (température, pluviométrie, humidité, etc.) peuvent aussi influencer le cycle de floraison et de fructification des espèces d'arbres (Hecketsweiler, 1992 ; Mapongmetsem *et al.*, 1998). Toutefois les climats varient peu entre les deux sites. Selon la classification de Köppen, la forêt à *Celtis* est soumise au climat de type Am, tandis que la forêt à *Manilkara* est de type Aw, tout en étant à proximité de la limite avec le climat de type Am (Verelst, 2009 ; Freycon, 2014).

Un autre facteur explicatif serait une différence dans les communautés animales intervenant dans la prédation et/ou la dispersion secondaire des graines.

En forêt tropicale d'Afrique, Effiom *et al.* (2013) ont démontré que les rongeurs pourraient proliférer en cas de chasse intense de grands mammifères. Or, l'abondance des rongeurs peut se traduire par une plus grande prédation des graines (Evrard *et al.*, 2017). Il existe bel et bien une importante différence entre les deux types de forêts. La zone étudiée dans la forêt à *Manilkara* est soumise à une plus forte pression de chasse (Stokes *et al.*, 2010 ; Haurez *et al.*, 2013 ; Mbete *et al.*, 2014) et une possible prolifération des rongeurs.

Guion (2011) ayant confirmé que les graines d'*E. suaveolens* étaient recherchées par un rongeur (*Cricetomys emini*), une prédation importante des graines n'est donc pas à exclure. Il n'est toutefois pas impossible que ce rongeur puisse aussi participer à une dispersion secondaire des graines via la pratique du *scatter-hoarding* (Tosso *et al.*, 2017).

Les conditions édaphiques pourraient également jouer un rôle. D'une part, la fertilité du sol pourrait influencer la reproduction des arbres (Cardoso *et al.*, 2012). Sollins (1998) estime que la production de fruits diminue avec la diminution du pH du sol (Proctor *et al.*, 1983). Par conséquent, la production de graines pourrait différer entre les deux sites, compte tenu des caractéristiques différentes des sols. D'autre part, l'acidité et/ou la porosité du sol pourrait influencer la conservation des graines (Chen *et al.*, 2013). Cette dernière hypothèse semble toutefois peu vraisemblable dans notre cas car d'autres graines dormantes et *a priori* moins résistantes que celles d'*E. suaveolens* (par exemple, *Nauclea diderrichii*) ont été observées dans la banque du sol de la forêt à *Manilkara* (Dauh *et al.*, 2018).

Enfin, Augspurger (1983) et Augspurger et Kelly (1984) estiment que les habitats à canopée fermée et ombragée pourraient constituer des zones d'intense activité fongique, entraînant la mortalité des graines dans la banque du sol. Christensen (1989) rappelle à cet effet que les activités fongiques peuvent avoir des effets saprophytes ou pathogènes sur la banque de graines, causant la mortalité des graines.

Par exemple, certains champignons sont des saprophytes généralistes qui se nourrissent des graines viables avec des cellulases et d'autres enzymes dégradantes (Mills, 1983 ; Crist et Friesse, 1993). Dalling *et al.* (1998) démontrent également que la réduction des populations fongiques augmenterait significativement la survie des graines dans la banque du sol.



Photo 3.
 Feuilles et graines de l'espèce *Erythrophleum suaveolens* (tali).
 Photo C. Douh.

Influence des traitements sur la germination de la banque de graines du sol

Les essais de Delhay (2006) et Kouadio (2009) ont montré que les graines récoltées directement après dispersion et qui ne sont pas traitées (Trait.0 dans notre cas) présentaient des pourcentages de germination relativement faibles (0 % et 32 %, respectivement) par rapport à celles traitées à l'acide sulfurique (70 % et 98 %, respectivement).

Des résultats similaires ont été obtenus pour *Acacia auriculiformis* Cunn. ex Benth., espèce dont les graines présentent une dormance tégumentaire comparable à celle d'*E. suaveolens* (Azad *et al.*, 2011 ; Olatunji *et al.*, 2012).

Dans notre étude, le traitement témoin (Trait.0) présente au contraire une probabilité de germination plus élevée (19,14 %) que les lots traités (4,34 % et 15,21 %). Contrairement aux graines des études précédentes qui ont été récoltées directement sur le sol aux pieds des semenciers (Delhay, 2006 ; Kouadio, 2009 ; Azad *et al.*, 2011 ; Olatunji *et al.*, 2012), la probabilité de germination plus élevée du traitement témoin (Trait.0) pourrait s'expliquer par le séjour des graines dans la banque du sol qui a probablement amorcé la levée de dormance, permettant à l'eau d'atteindre l'embryon de la graine.

La présente étude nous conduit à formuler l'hypothèse de la présence de deux types de graines dans le sol : des graines encore dormantes et des graines ayant achevé leur dormance. Les graines en fin de dormance auront la possibilité de germer lorsqu'elles seront mises dans des conditions favorables en termes d'hydratation, de température et d'oxygène (Augspurger et Kitajima, 1992 ; Dalling *et al.*, 1998 ; Baraloto *et al.*, 2005).

Pour les graines encore dormantes, un traitement à l'acide sulfurique (H₂SO₄) devrait lever leur dormance. L'intensité de ce traitement devrait toutefois être adaptée en fonction du temps de séjour dans le sol, lequel ne peut être déterminé *a priori*.

Longévité des graines dans la banque du sol

Les graines d'*E. suaveolens* survivent au moins cinq à neuf ans dans le sol. Ce cas n'est pas unique. Des graines de *Zanthoxylum ekmanii* âgées de 15-16 ans ont été trouvées dans les trois premiers centimètres de la banque du sol ; chez *Trema micrantha*, les âges varient entre 20 et 21 ans tandis que *Croton billbergianus* présente des semences pouvant rester viables dans la banque du sol pendant 38 ans (Dalling et Brown, 2009). Toutefois, le fait qu'aucune graine d'*E. suaveolens* n'ait été trouvée à plus de 20 cm de profondeur plaiderait en faveur d'une viabilité malgré tout limitée, laquelle confirmerait les résultats obtenus lors des traitements à l'acide.

Implications sylvicoles

L'ouverture du couvert forestier lors de l'exploitation forestière (création des parcs de chargement, routes, chablis) active la banque de graines du sol (Dupuy, 1998). Des graines autrefois enfouies dans la banque du sol se retrouvent en surface, ce qui expliquerait la régénération d'*E. suaveolens* en bordure de routes (Kouadio, 2009 ; Kleinschroth, 2016). Néanmoins, l'étendue de telles ouvertures du couvert forestier demeure limitée à 6 % dans les forêts légalement exploitées (Kleinschroth, 2016), ce qui ne paraît pas suffisant pour pallier le déficit de régénération généralement observé pour cette espèce. Dans ce cas, des interventions sylvicoles basées sur des techniques de plantation ou d'enrichissement sont possibles pour contribuer à gérer de façon durable les forêts de production, afin d'assurer leur renouvellement et leur pérennité (Favrichon *et al.*, 1997).

Ainsi, pour pallier les déficits locaux de régénération des plantules d'*E. suaveolens*, une régénération artificielle à partir de plantules produites en pépinière pourrait se faire en zone de forêt dégradée (Doucet *et al.*, 2016). On veillera néanmoins à ne pas produire de plants à partir de graines récoltées sur des pieds isolés, du fait de la forte dépression de consanguinité observée chez cette espèce (Duminil *et al.*, 2016).

Conclusion

Nos différentes hypothèses n'ont pu être confirmées. Nous avons effectivement montré que la densité de graines d'*E. suaveolens* était influencée par le type forestier, indépendamment de la densité de semenciers potentiels. La densité de graines diminue rapidement avec la profondeur et devient nulle à partir de 20 cm.

Une levée progressive de la dormance et une plus forte vulnérabilité des graines aux pathogènes expliqueraient une survie se limitant à une dizaine d'années dans les sols tropicaux. L'exploitation forestière pourrait favoriser la germination d'une partie de ces graines. Mais cela ne permettrait probablement pas de compenser les déficits de régénération observés pour cette espèce dans les forêts matures (Kouadio, 2009 ; Morin-Rivat *et al.*, 2017). Si rien n'est fait pour compenser ce déficit, il est très probable que l'espèce régresse fortement au gré des rotations successives à l'instar d'autres espèces héliophiles comme l'ayous, *Triplochiton scleroxylon* (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006).

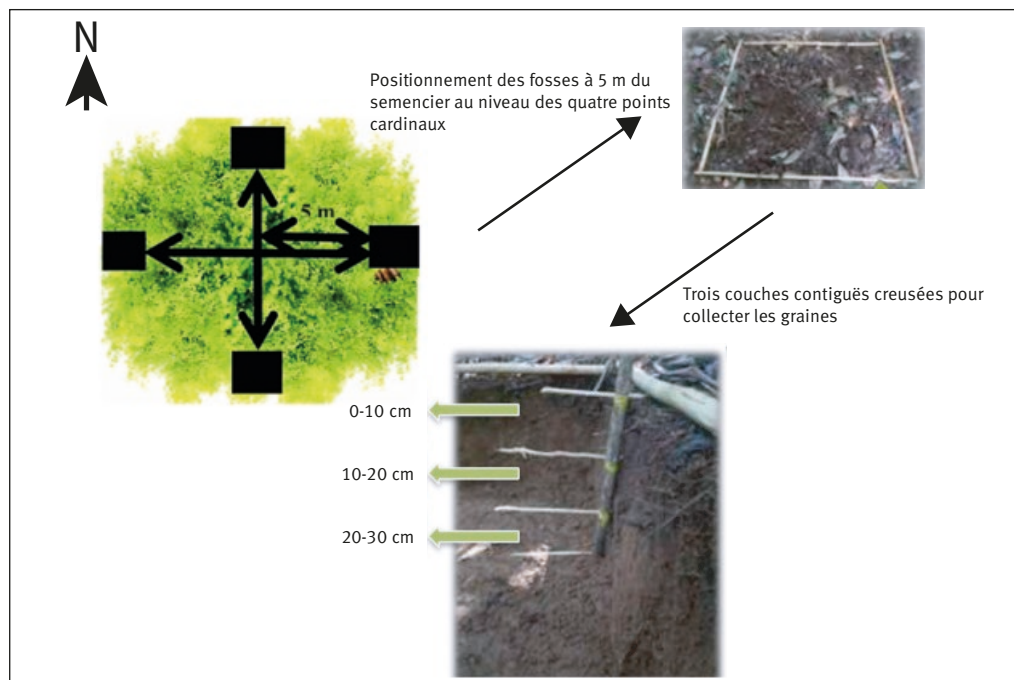
La plantation dans les milieux ouverts avec des plantules provenant des graines récoltées sur des pieds non isolés et conduites en pépinière apparaît nécessaire, voire essentielle.

Remerciements

Les auteurs remercient l'Université Marien Ngouabi (République du Congo), l'Université de Liège et sa faculté Gembloux Agro-Bio Tech (Belgique), le projet PEFGRN-BC (Projet d'Appui au Programme Élargi de Formation en Gestion des Ressources Naturelles dans le Bassin du Congo). Le projet DynAffor (Dynamique des forêts d'Afrique centrale) financé par le FFEM et l'AFD, l'asbl Nature+, ainsi que les entreprises forestières Mokabi-Dzanga (Groupe Rougier) et CIB/OLAM pour leurs soutiens technique, scientifique et financier. Le docteur Thierry Vanderborgh du jardin botanique de Meise est également remercié pour le test final de coupe de graines.

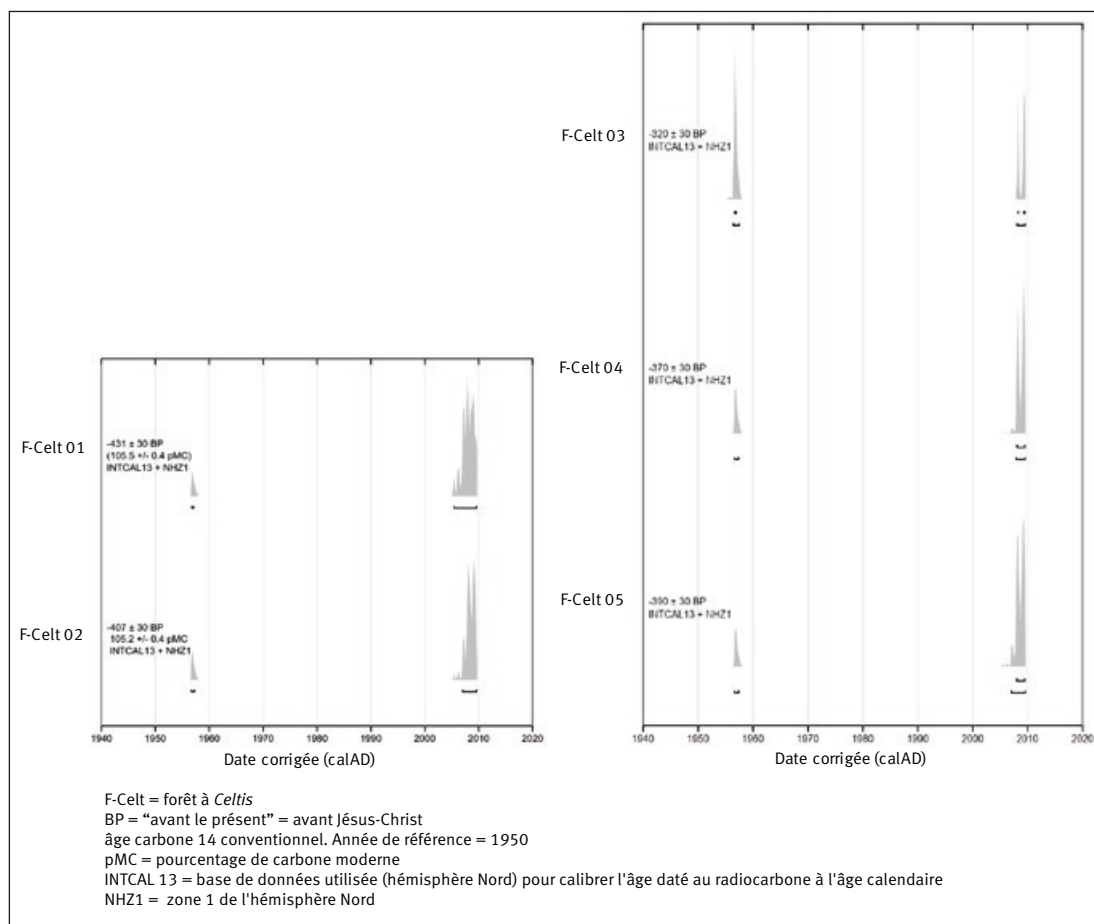
Annexe 1.

Dispositif de collecte de la banque de graines du sol d'*Erythrophleum suaveolens* (les fosses, positionnées à 5 m de chaque semencier, mesurent 1 m x 1 m).



Annexe 2.

Probabilités associées aux cinq graines analysées. La datation radiocarbone effectuée sur les cinq graines indique que les graines datent soit de 1957, mais avec une faible probabilité, soit de 2005-2009, avec une plus grande probabilité. Considérant l'année de collecte des graines, ici 2014, les graines seraient ainsi âgées d'au moins 5-9 ans.



Références bibliographiques

- Aubréville A., 1970. Flore du Cameroun. N° 9. Légumineuses (Césalpinioïdées). Paris, France, Muséum national d'histoire naturelle, 339 p.
- Augspurger C. K., Kitajima K., 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, 73: 1270-1284. <https://doi.org/10.2307/1940675>
- Augspurger C. K., Kelly C. K., 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Ecologia*, 61: 211-217. <https://doi.org/10.1007/BF00396763>
- Augspurger C. K., 1983. Seed dispersal of the tropical tree *Platyedon elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, 71: 759-771. <https://doi.org/10.2307/2259591>
- Azad S., Manik M. R., Hasan S., Matin A., 2011. Effect of different pre-sowing treatments on seed germination percentage and growth performance of *Acacia auriculiformis*. *Journal of Forestry Research*, 22: 183-188. <https://doi.org/10.1007/s11676-011-0147>
- Baraloto C., Goldberg D. E., Bonal D., 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology*, 86: 2461-2472. <https://doi.org/10.1890/04-1956>
- Baskin J. M., Baskin C., 2003. Classification, biogeography and phylogenetic relationships of seed dormancy. In: Smith R. D. *et al.* (eds). Seed conservation. Turning science into practice. Kew, UK, Kew Publishing, 517-544.
- Bayol N., Anquetil F., Bile C., Bollen A., Bousquet M., Castadot B., Cerutti P., *et al.*, 2014. The logging industry and management of natural forests: Tropical timber and the forests of Central Africa in the face of market trends. In: de Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol Hiol F., Mayaux Ph. (éds). The forests of the Congo Basin – State of the forest 2013. Neufchâteau, Belgique, Weyrich, 47-66.
- Bronk Ramsey C., 1995. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: the OxCal program. *Radiocarbon*, 37 (2): 425-430. <https://doi.org/10.1017/S0033822200030903>
- Cardoso F. C. G., Marques R., Botosso P. C., Marques M. C. M., 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant Soil*, 354: 269-281. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>
- Chen H., Cao M., Tang Y., 2013. Soil seed banks in plantations and tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, South-West China. *Journal of Tropical Forest Science*, 25 (3): 375-386. <https://search.proquest.com/docview/1431089791?accountid=14630>
- Christensen M., 1989. A view of fungal ecology. *Mycologia*, 81: 1-19. <https://doi.org/10.1080/00275514.1989.12025620>
- Crist T. O., Friese C. F., 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in semiarid shrub-steppe. *Ecology*, 74: 2231-2239. <https://doi.org/10.2307/1939576>
- Daïnou K., Bauduin A., Bourland N., Gillet J.-F., Fétéké F., Doucet J.-L., 2011. Soil seed bank characteristics in Cameroonian rainforests and implications for post-logging forest recovery. *Ecological Engineering*, 37: 1499-1506. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.05.004>
- Dalling J. W., Brown T. A., 2009. Long-term persistence of pioneer species in tropical rain forest soil seed banks. *American Naturalist*, 173: 531-535. <https://doi.org/10.1086/597221>
- Dalling J. W., Swaine M. D., Garwood, N. C., 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79: 564-578. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Danthu P., 1993. L'inhibition tégumentaire des graines de *Faidherbia albida* et d'*Acacia raddiana*, aspect anatomique et application pratique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238: 24-25. <https://doi.org/10.19182/bft1993.238.a19762>
- Delhaye N., 2006. Mise en place d'une technique de régénération assistée en forêt dense humide gabonaise. Mémoire de fin d'études, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 99 p.
- De Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol Hiol F., Mayaux Ph. (éds), 2014. Les forêts du Bassin du Congo : état des forêts 2013. Neufchâteau, Belgique, Weyrich, 325 p.
- Diabate M., Munive A., De Faria S. M., Ba A., Dreyfus B., Galiana A., 2005. Occurrence of nodulation in unexplored leguminous trees native to the West African tropical rainforest and inoculation response of native species useful in reforestation. *New Phytologist*, 166: 231-239. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01318.x>
- Donahue D. J., 1995. Radiocarbon analysis by accelerator mass spectrometry. *International Journal of Mass Spectrometry and Ion Processes*, 143: 235-245. [https://doi.org/10.1016/0168-1176\(94\)04132-Q](https://doi.org/10.1016/0168-1176(94)04132-Q)
- Doucet J.-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse de doctorat, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 323 p.
- Doucet J.-L., Daïnou K., Ligot G., Ouédraogo D. Y., Bourland N., Ward S. E., *et al.*, 2016. Enrichment of Central African logged forests with high-value tree species: testing a new approach to regenerating degraded forests. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 12 (1-2). <https://doi.org/10.1080/21513732.2016.1168868>
- Douh C., Daïnou K., Loumeto J. J., Moutsambote J.-M., Fayolle A., Tosso F., *et al.*, 2018. Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 409: 766-776. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.012>
- Douh C., Daïnou K., Loumeto J. J., Fayolle A., Doucet J.-L., 2014. Explorer la banque de graines du sol pour mieux comprendre la dynamique de régénération des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 18: 558-565. <http://hdl.handle.net/2268/174538>
- Duminil J., Daïnou K., Kombi Kaviriri D., Gillet P., Loo J., Doucet J.-L., Hardy O. H., 2016. Relationships between population density, fine-scale genetic structure, mating system and pollen dispersal in a timber tree from African rainforests. *Heredity* (Edinb), 116: 295-303. <http://hdl.handle.net/2268/193386>
- Duminil J., Heuertz M., Doucet J.-L., Bourland N., Cruaud C., Gavory F., *et al.*, 2010. CpDNA-based species identification and phylogeography: application to African tropical tree species. *Molecular Ecology*, 19: 5469-5483. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04917.x>
- Dupuy B., 1998. Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. Montpellier, France, Cirad, Document Forafri, 4, 328 p. <http://catalogue-bibliotheques.cirad.fr/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=21340>

- Durrieu de Madron L., Forni E., 1997. Aménagement forestier dans l'Est du Cameroun. Bois et Forêts des Tropiques, 254: 39-50. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19897>
- Effiom E. O., Nunez-Iturri G., Smith H. G., Ottosson U., Olsson O., 2013. Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 280 (1759): 2013.0246. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0246>
- Elazazi E. M., 2016. Effective methods to improvement *Capparis spinosa* L. (Caper) seeds germination by breaking seed dormancy in Qatar Gene Bank. Qatar Foundation Annual Research Conference Proceedings 2016: EPP2483. <http://dx.doi.org/10.5339/qfarc.2016.EPP2483>
- Ensconet, 2009. Ensconet. Seed Collecting Manual for Wild Species. <http://www.ensconet.eu/Download.htm>
- Evrard Q., Haurez B., Doucet J.-L., 2017. Le rôle des rongeurs dans la dispersion des diaspores en milieu forestier (synthèse bibliographique). Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement, 21 (1) : 66-79.
- Favrichon V., Damio T., Doumbia F., Dupuy B., Higuchi N., Kokasi Kadir K., Maître H.-F., Nguyen-The N., Petrucci Y., Sist P., 1997. Réaction de peuplements forestiers tropicaux à des interventions sylvicoles. Bois et Forêts des Tropiques, 254 (4) : 5-24. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19898>
- Fayolle A., Picard N., Doucet J.-L., Swaine M., Bayol N., Bénédet F., Gourlet-Fleury S., 2014. A new insight in the structure, composition and functioning of central African moist forests. Forest Ecology and Management, 329: 195-205. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.014>
- Fayolle A., Engelbrecht B., Freycon V., Mortier F., Swaine M., Réjou-Méchain M., et al., 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. PLoS One 7 (8): e42381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042381>
- Footitt S., Cohn M. A., 1995. Seed dormancy in red rice (*Oryza sativa*). IX. Embryo fructose-2,6 bisphosphate during dormancy breaking and subsequent germination. Plant Physiology, 107: 1365-1370. <https://doi.org/10.1104/pp.107.4.1365>
- Freycon V., 2014. Caractérisation des sols de Loundoungou et de Mokabi (Congo). Rapport de mission DynAffor, 2-24 avril 2014. Montpellier, France, CIRAD. https://agritrop.cirad.fr/573670/1/document_573670.pdf
- Garwood N. C., 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: Leck M. A., Parker V. T., Simpson R. L. (eds). Ecology of soil seed banks. New York, USA, Academic Press, 149-209.
- Gond V., Fayolle A., Pennec A., Cornu G., Mayaux P., Camberlain P., et al., 2013. Vegetation structure and greenness in Central Africa from Modis multi-temporal data. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368 (1625): 2012.0309. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0309>
- Gorel A. P., Fayolle A., Doucet J.-L., 2015. Écologie et gestion des espèces multi-usages du genre *Erythrophleum* (Fabaceae-Caesapinioideae) en Afrique (synthèse bibliographique). Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement, 19 (4): 415-429.
- Guion H., 2011. Étude de l'écologie d'*Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan (Tali) et de l'origine de ses populations au sud-est du Cameroun. Mémoire de fin d'études, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Belgique, 79 p.
- Hall J. S., Swaine M. D., 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. Biotropica, 12: 256-263. <http://dx.doi.org/10.2307/23876959>
- Hardin J. W., Hilbe J. M., 2007. Generalized Linear Models and Extensions. 2nd edition. College Station, USA, Stata Press.
- Haurez B., Petre C.-A., Doucet J.-L., 2013. Impacts of logging and hunting on western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) populations and consequences for forest regeneration. A review. Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement, 17: 364-372. <http://hdl.handle.net/2268/152211>
- Hawthorne W. D., 1995. Ecological profiles of Ghanaian forest trees. Oxford, UK, Oxford Forestry Institute, Tropical Forestry Papers 29.
- Hecketsweiler P., 1992. Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, France, 266 p.
- Hopkins M. S., Graham A. W., 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. Biotropica, 15: 90-99. <http://dx.doi.org/10.2307/2387950>
- Hua Q., Barbetti M., Rakowski A. Z., 2013. Atmospheric radiocarbon for the period 1950-2010. Radiocarbon, 55: 2059-2072. https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.v55i2.16177
- Karsenty A., Gourlet-Fleury S., 2006. Assessing sustainability of logging practices in the Congo Basin's managed forests: the issue of commercial species recovery. Ecology and Society, 11: 26. <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art26/>
- Kleinschroth F., 2016. Roads in the rainforests: Legacy of selective logging in Central Africa. Doctoral dissertation, AgroParis-Tech, CIRAD, Bangor University. <https://hal.archives-ouvertes.fr/tel-01366607/document>
- Koné I., Lambert J., 2008. Primate seed dispersal and its potential role in maintaining useful tree species in the Taï region, Côte d'Ivoire: implications for the conservation of forest fragment. Tropical Conservation Science, 1 (3): 293-306. <https://doi.org/10.1177/194008290800100309>
- Kouadio Y. L., 2009. Mesures sylvicoles en vue d'améliorer la gestion des populations d'essences forestières commerciales de l'Est du Cameroun. Thèse de doctorat, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 266 p.
- Lawton R. O., Putz F. E., 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology, 69: 764-777. <https://doi.org/10.2307/1941025>
- Lescure J.-P., De Foresta H., Riera B., 1989. Concepts communs à l'analyse des processus de dynamique et de succession. Bois et Forêts des Tropiques, 219: 57-60. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/19646>
- Maguire J. D., 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. Crop Science, 2: 176-177.
- Mapongmetsem P.-M., Duguma B., Nkongmeneck B. A., Puig H., 1998. Déterminisme de la défeuillaison chez quelques essences forestières tropicales du Cameroun. Revue d'Écologie, 53: 193-210. <http://hdl.handle.net/2042/54895>
- Mbarga R. B., Jonkers W. B. J., Etoundi J., 1999. Phénologie de 86 essences productrices de bois d'œuvre de la forêt dense humide sempervirente du Sud-Cameroun – Résultats préliminaires. In: Nasi R., Amsellem I., Drouineau S. (éds). La gestion des forêts denses africaines aujourd'hui. Actes du séminaire Forafri de Libreville, Gabon. Montpellier, France, CIRAD-Forêt. http://www.tropenbos.nl/tbi_publications/documents/FORAFRI-bibani.pdf

- Mbete P., Mopoundza P., Mbete R., Massang-Bienet., Ngokaka C., 2014. Impact du mode de prélèvement sur la faune de l'Unité Forestière d'Aménagement (UFA) Mokabi-Dzanga au nord du Congo Brazzaville. *Journal of Applied Biosciences*, 75: 6202-6210. <http://dx.doi.org/10.4314/jab.v75i1.6>
- McCullagh P., Nelder J. A., 1989. *Generalized Linear Models*. 2nd edition. London, New York, Chapman & Hall.
- Mills J. T., 1983. Insect-fungus associations influencing seed deterioration. *Phytopathology*, 73: 330-335. <http://dx.doi.org/10.1094/Phyto-73-330>
- Morin-Rivat J., Fayolle A., Favier C., Bremond L., Gourlet-Fleury S., Bayol N., *et al.*, 2017. Present-day central African forest is a legacy of the 19th century human history. *eLife* 6: e20343. <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.20343>
- Morin-Rivat J., Biwole A., Gorel A.-P., Vleminckx J., Gillet J.-F., Bourland N., *et al.*, 2016. High spatial resolution of late-Holocene human activities in the moist forests of central Africa using soil charcoal and charred botanical remains. *The Holocene*, 26: 1954-1967. <https://doi.org/10.1177/0959683616646184>
- Morin-Rivat J., Fayolle A., Gillet J.-F., Bourland N., Gourlet-Fleury S., Oslisly R., *et al.*, 2014. New evidence of human activities during the Holocene in the lowland forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon*, 56: 209-220. <https://doi.org/10.2458/56.16485>
- Moriuchi K. S., Venable D. L., Pake C. E., Lange T., 2000. Direct measurement of the seed bank age structure of a Sonoran Desert annual plant. *Ecology*, 81: 1133-1138. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- OIBT, 2012. Examen annuel et évaluation de la situation mondiale des bois. Yokohama, Japon, Organisation internationale des bois tropicaux.
- Okeyo J. M., 2006. *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan. In: Schmelzer G. H., Gurib-Fakim A. (eds). *PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale)*. Wageningen, Netherlands. Consulté le 1^{er} mai 2018.
- Olatunji D., Maku J. O., Odumefun O. P., 2012. Effect of pre-treatments on the germination and early seedlings growth of *Acacia auriculiformis* Cunn. ex. Benth. *African Journal of Plant Science*, 6: 364-369. <https://doi.org/10.5897/AJPS11.255>
- Oslisly R., White L., Bentaleb I., Favier C., Fontugne M., Gillet J.-F., *et al.*, 2013. Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368 (1625): 2012.0304. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0304>
- Ouédraogo D. Y., Fayolle A., Gourlet-Fleury S., Mortier F., Freycon V., Fauvet N., *et al.*, 2016. The determinants of tropical forest deciduousness: disentangling the effects of rainfall and geology in central Africa. *Journal of Ecology*, 104: 924-935. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12589>
- Petre C.-A., Tagg N., Haurez B., Beudels-Jamar R., Huynen M.-C., Doucet J.-L., 2013. Role of the western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) in seed dispersal in tropical forests and implications of its decline. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 17 (3): 517-526.
- Picard N., Gourlet-Fleury S., 2008. Manuel de référence pour l'installation des dispositifs permanents en forêts de production dans le bassin du Congo. CIRAD, Rapport COMIFAC, 265 p.
- Poorter L., Bongers F., Van Rompaey R., De Klerk M., 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management*, 84: 61-69. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03736-X](https://doi.org/10.1016/0378-1127(96)03736-X)
- Proctor J., Anderson J. M., Chai P., Vallack H. W., 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I. Forest environment, structure, and floristics. *Journal of Ecology*, 71: 237-260. <https://doi.org/10.2307/2259975>
- Reimer P. J., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P. G., Ramsey C. B., *et al.*, 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal. BP. *Radiocarbon*: 1869-1887. https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947
- Saulei S. M., 1984. Natural regeneration following clear-fell logging operations in the Gogol Valley, Papua New Guinea. *Ambio*, 13: 351-354.
- Sollins F., 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79 (1): 23-30. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Swaine M. D., Whitmore T. C., 1998. On the definition of ecological species groups in tropical rainforest. *Vegetatio*, 75: 81-86. <https://doi.org/10.1007/BF00044629>
- Stokes E. J., Strindberg S., Bakabana P. C., Elkan P. W., Iyenguet F. C., Madzoké B., *et al.*, 2010. Monitoring great ape and elephant abundance at large spatial scales: measuring effectiveness of a conservation landscape. *PLoS One* 5: e10294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010294>
- Tosso F., Doucet J.-L., Migliore J., Dainou K., Kaymak E., Kameni F. S. M., *et al.*, 2017. Characterization of microsatellite markers in the African tropical tree species *Guibourtia ehie* (Fabaceae, Detarioideae). *Applications in Plant Sciences*, 5 (7): 1700023. <https://doi.org/10.3732/apps.1700023>
- Uhl C., Clark K., 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. *Botanical Gazette*, 144: 419-425. <https://doi.org/10.1086/337392>
- Uhl C., Clark K., Clark H., Murphy P., 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 69: 631-649. <https://doi.org/10.2307/2259689>
- Verelst L., 2009. Harmonized World Soil Database Viewer. FAO, CAS, IIASA, ISRIC, JRC. <http://pure.iiasa.ac.at/8958>
- Warr S., Thompson K., Kent M., 1993. Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Progress in Physical Geography*, 17: 329-347. <https://doi.org/10.1177/030913339301700303>
- White F., 1983. The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO Vegetation map of Africa. Paris, France, Unesco. <https://doi.org/10.2307/633318>

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier
Cedex 5, France - Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X